Caldasia 17 (1): 67-74, 1992

ACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN TRES ESPECIES SIMPATRICAS DEL GENERO *LIOLAEMUS* (REPTILIA: SAURIA: TROPIDURIDAE)

MARTHA PATRICIA RAMÍREZ-PINILLA
Instituto de Herpetología, CONICET, Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, 4000 Tucumán, Argentina. (Dirección actual: A.A. 078263 Santafé de Bogotá, Colombia).

Resumen

Machos y hembras de las especies simpátricas *Liolaemus bibroni* (ovípara), *Liolaemus elongatus* y *Liolaemus ruibali* (vivíparas) tienen actividad reproductiva parcial de otoño. Los machos son reproductivos entre otoño y primavera, período en el que las hembras son vitelogénicas; las hembras están grávidas en primavera y el parto/oviposición sucede al final de esta estación y verano temprano. Los ciclos reproductivos de machos y hembras no tienen un período de receso prolongado, y tienden a ser continuos. Se discute la incidencia de factores ambientales y endógenos en el patrón reproductivo parcial de otoño en especies de *Liolaemus*.

Abstract

Sympatric species *Liolaemus bibroni* (oviparous), *Liolaemus elongatus* and *Liolaemus ruibali* (viviparous) have partial fall reproductive activity for males and females. Males are reproductively active between fall and spring, females are vitellogenic especially during this season, they are gravid in spring and the oviposition/parturition occur at the end of spring and early summer. Reproductive cycles of males and females have not a long rest phase, and apparently are continuous. The incidence of environmental and endogenous factors over the partial fall reproductive pattern in *Liolaemus* species is discussed.

Introducción

Un primer paso en la interpretación de la biología reproductiva de una especie es la determinación de los ciclos reproductivos. Machos y hembras de lagartos de zonas templadas y subtropicales, como también algunas especies tropicales, presentan estacionalidad en actividad reproductiva (Fitch, 1970). El patrón de actividad reproductiva estacional más común es el encontrado en la mayoría de las especies ovíparas de las zonas templadas: gonadogénesis de primavera con subsecuente cortejo, cópula y ovulación (Fitch, 1970; Cuéllar & Cuéllar, 1977); a su vez las especies vivíparas mayoritariamente tienen patrón reproductivo de otoño, la vitelogénesis y ovulación suceden en esta estación, la preñez es invernal y el parto es en la primavera, este patrón es común en lagartos de gran altitud (Guillette & Casas-Andreu, 1987); un tercer patrón se ha descrito como actividad reproductiva parcial de otoño, en el cual la vitelogénesis se inicia en otoño y se completa en la primavera, estación en la que ocurre el cortejo y la cópula (Woodbury & Woodbury, 1945; Goldberg, 1975; Koul & Duda, 1977).

Con aproximadamente 150 especies descritas hasta el momento (Etheridge, com. pers.) el género *Liolaemus* ocupa todos los hábitats posibles de su distribución andinopatagónica (Cei, 1986), y entre sus especies se encuentran representados los tres patrones de actividad reproductiva estacional. Así, la mayor parte de especies ovíparas de bajas altitudes tienen reproducción de primavera-verano (*L. kuhlmani*, Ortiz & Zunino, 1976; *L. nigromaculatus, L. copiapensis, L. zapallarensis, L. bisignatus*, Ortiz, 1981; *L. wiegmannii*, Ramírez Pinilla, 1991a; *L. chacoensis*, Ramírez Pinilla & Cruz, datos no publicados); muchas de las especies vivíparas de grandes alturas tienen actividad reproductiva de otoño (*L. multiformis*, Pearson, 1954; *L. alticolor, L. jamesi, L. aymararum*, Leyton *et al*, 1982; *L. huacahuasicus*, Ramírez Pinilla, 1991b); sin embargo, algunas especies vivíparas (*L. gravenhorsti*, Leyton *et al*, 1980) y ovíparas (población ovípara de *L. alticolor*, Ramírez Pinilla, 1989), tienen actividad reproductiva parcial de otoño y ocupan hábitats de altitudes y/o latitudes medias. Así, al parecer y de acuerdo con Guillette & Casas-Andreu (1980), la mayoría de las especies de saurios que presentan actividad reproductiva parcial o total de otoño son de grandes alturas, existiendo un componente altitudinal y/o latitudinal en la distribución temporal de las diferentes fases de la actividad reproductiva.

En el Paramillo de Uspallata, Las Heras, Provincia de Mendoza, Argentina, a una altitud de 2700 m sobre la precordillera Andina y una latitud aproximada de 3° S se encuentran en simpatría tres especies del género *Liolaemus: L. bibroni,* especie ovípara, *L. elongatus* y *L. ruibali* especies vivíparas. Macola *et al* (1984) en su estudio comparativo de los ciclos espermatogénicos de estas especies muestran datos que indican una actividad reproductiva parcial de otoño en los machos. El presente trabajo aporta nuevos datos sobre la actividad reproductiva de machos y hembras de estas tres especies simpátricas con el propósito de determinar su patrón de actividad reproductiva.

Materiales y métodos

Se observó el material colectado para el estudio de Macola *et al* (1984) y que representa la colección mensual de ejemplares de cada una de las especies por un período de dos años consecutivos. Los especímenes se encuentran depositados en la colección del Instituto de Biología Animal, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo. Además, se consultaron los registros de colección y de resultados obtenidos en el estudio referido anteriormente.

Los ejemplares observados se midieron (longitud rostro-cloacal, mm) y se observó la condición gonadal. En los machos se midió la longitud del eje mayor y menor testicular para la determinación del volumen testicular (según metodología de Guillette & Sullivan, 1985). Los datos fueron agrupados por mes de colección y calculada la media y desviación estándar. De igual manera, de los registros de resultados de Macola *et al* (1984) se hizo equivalente la actividad espermatogénica determinada por este estudio con la clasificación de estados reproductivos de Ballinger & Nietfeldt (1989).

En las hembras se observó el número de folículos vitelogénicos (si están presentes, $\geq$ 2 mm de diámetro, color amarillo), la presencia de embriones (o huevos) oviductales, el desarrollo oviductal y el estado de los folículos no vitelinos. Con estos datos, agrupados por mes, se clasificó el estado de actividad reproductiva de las hembras en cuatro estados: previtelogénicas, vitelogénicas, grávidas y postreproductivas.

Resultados

Los machos de *Liolaemus bibroni,* la especie ovípara, tienen un ciclo de actividad espermatogénica en el que la producción de espermatozoides se da desde el otoño (marzo) y se observa aún en primavera (octubre), no se hallaron ejemplares en invierno. En noviembre los testículos son inactivos, sin embargo ya en diciembre se reinicia un nuevo ciclo espermatogénico; de esta forma, el período de receso es muy corto y el ciclo espermatogénico parece ser continuo (Tabla 1). Hembras vitelogénicas se encuentran durante todas las estaciones, aunque la mayor proporción de hembras reproductivamente activas se observa en los meses de otoño, mientras que las hembras con huevos oviductales se encuentran mayoritariamente en la primavera, y en estado post-reproductivo al final de esta estación indicando una oviposición reciente (Fig. 1).

Tabla 1. Actividad reproductiva de machos de *Liolaemus bibroni.* Volumen testicular en mm^3, promedio ± desviación estándar para $n > 3$, los números de los estados reproductivos corresponden a la descripción de Ballinger y Nietfeldt (1989) y son: 2. Espermatogénesis temprana, 3. Espermatogénesis activa, 4. Espermiogénesis, 5. Metamorfosis de espermátidas, primeros espermatozoides, 6. Testículos reproductivos, 7. Regresión testicular temprana, 8. Regresión testicular, no hay ni división celular ni lumen en los túbulos seminíferos.

Mes	Actividad reproductiva de machos		
	N	Volumen testicular	Estado reproductivo
Enero	5	26.9 ± 19.9	2-3
Febrero	3	33.4	3-4
Marzo	10	86.9 ± 24.5	4-5
Abril	5	126.9 ± 35.0	5-6
Mayo	2	102.4	6
Junio	1	66.5	6
Julio	ND	ND	ND
Agosto	ND	ND	ND
Septiembre	ND	ND	ND
Octubre	3	48.7 ±	7
Noviembre	7	77.3 ± 49.6	8
Diciembre	5	22.4 ± 16.9	8-2

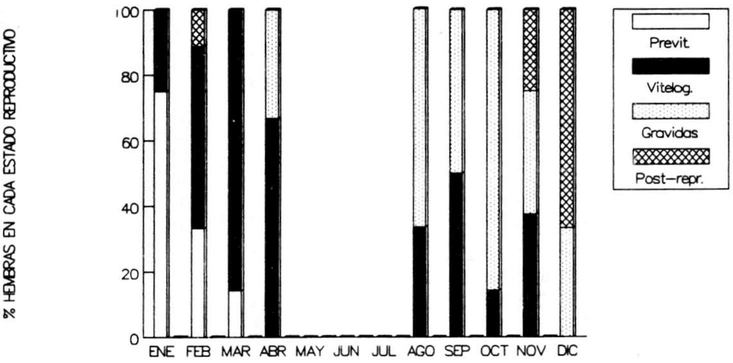

Figura 1. Porcentaje de hembras de *Liolaemus bibroni* en los distintos estados reproductivos.

En *Liolaemus elongatus,* especie vivípara, pueden observarse machos en actividad reproductiva entre otoño y primavera (abril a noviembre), incluyendo algunos de los meses de invierno. El período de receso en actividad reproductiva es muy corto y el ciclo espermatogénico es reiniciado con el verano, estación durante la cual la espermatocitogénesis y espermiogénesis ocurren rápidamente (Tabla 2). Se encuentran hembras vitelogénicas en todos los meses de colección, pero especialmente durante los meses del otoño y la primavera. Se capturaron hembras grávidas entre finales de la primavera y el verano (noviembre a marzo, Fig. 2).

El ciclo espermatogénico en *Liolaemus ruibali* parece estar ligeramente adelantado respecto de la otra especie vivípara, y es más o menos sincrónico con el de *L. ruibali*. Se encuentran machos reproductivamente activos entre marzo y octubre, en noviembre los machos entran en un pequeño receso en actividad testicular, seguido de la reactivación testicular de diciembre. La espermatocitogénesis y espermiogénesis son activas en el verano y al final de esta estación los machos ya son reproductivamente activos (Tabla 3). Las hembras están en proceso vitelogénico entre el otoño y la primavera (marzo a octubre), están grávidas en primavera y post-reproductivas al principio del verano (Fig. 3).

Tabla 2. Actividad reproductiva de machos de *Liolaemus elongatus* Volumen testicular en mm³, promedio ± desviación estándar para n › 3, los números de los estados reproductivos como en la tabla 1.

Mes	**Actividad reproductiva de machos**		
	N	**Volumen testicular**	**Estado reproductivo**
Enero	7	20.4 ± 11.4	8-2
Febrero	6	89.3 ± 49.7	3-4
Marzo	10	90.4 ± 30.5	4-5
Abril	5	171.7 ± 50.7	5-6
Mayo	2	87.0	6
Junio	2	93.3	6
Julio	1	78.6	6
Agosto	ND	ND	ND
Septiembre	6	158.3 ± 50.2	5-6
Octubre	10	218.0 ± 54.3	6
Noviembre	7	115.7 ± 35.4	6-7
Diciembre	5	118.4 ± 56.5	7-8

Tabla 3. Actividad reproductiva de machos de *Liolaemus ruibali*. Volumen testicular en mm³, promedio ± desviación estándar para n › 3, los números de los estados reproductivos como en la tabla 1.

Mes	**Actividad reproductiva de machos**		
	N	**Volumen testicular**	**Estado reproductivo**
Enero	5	34.5 ± 17.4	3
Febrero	3	50	4
Marzo	5	121.0 ± 22.5	5-6
Abril	3	97.5	6
Mayo	2	64.5	6
Junio	2	55.7	6
Julio	4	54.6 ± 25.8	6
Agosto	3	32.4	6-7
Septiembre	2	33.4	6-7
Octubre	7	42.7 ± 24.0	7
Noviembre	5	17.1 ± 4.0	8
Diciembre	3	53.8 ± 50.0	2

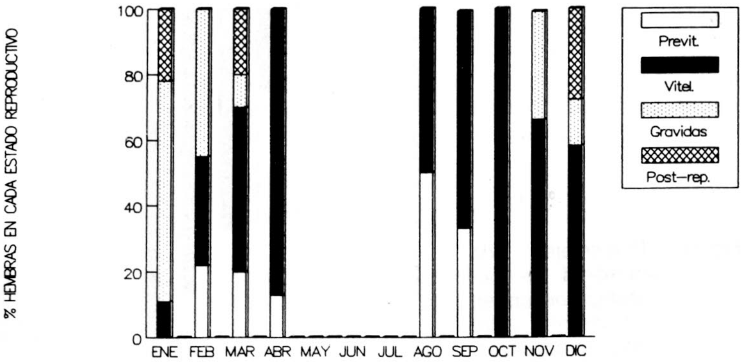

Figura 2. Porcentaje de hembras de *Liolaemus elongatus* en los diferentes estados reproductivos.

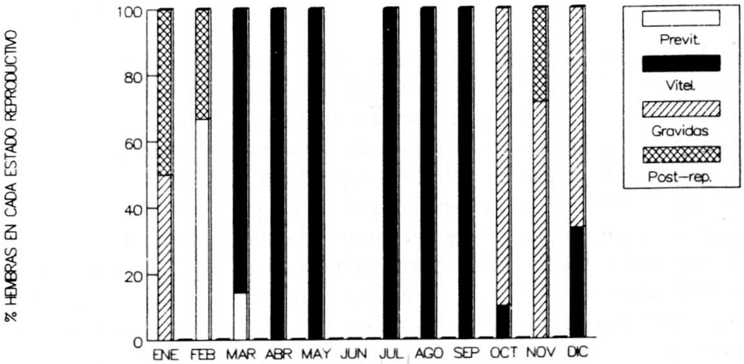

Figura 3. Porcentaje de hembras de *Liolaemus ruibali* en los diferentes estados reproductivos.

En la Tabla 4 se comparan los datos de modalidad reproductiva, tamaño potencial de postura, longitud rostro-cloacal, distribución altitudinal y latitudinal, y grupo filogenético en el que se ha ubicado de acuerdo con Laurent (1984), de las tres especies estudiadas y otras especies del género con patrón de actividad reproductiva parcial de otoño.

Discusión

Machos y hembras de *Liolaemus bibroni, L. elongatus* y *L. ruibali* tienen actividad reproductiva parcial de otoño. Los machos son reproductivamente activos desde el otoño hasta los primeros meses de la primavera, teniendo un ciclo espermatogénico con un estado de reposo muy corto. Así, después de la regresión testicular de final de primavera, inmediatamente un nuevo ciclo espermatogénico se inicia, desarrollándose rápidamente en los meses de verano hasta alcanzar el estado de actividad reproductiva de otoño.

En las hembras la actividad reproductiva no es sincrónica, encontrándose hembras vitelogénicas en casi todos los meses del año; sin embargo, la recrudescencia ovárica se inicia en el verano, la vitelogénesis al final de esta estación y hasta la primavera cuando sucede la ovulación y la mayoría de las hembras están grávidas. Tanto por los neonatos encontrados, como por las características del oviducto, las hembras parecen oviponer/parir al final de la primavera a inicios del verano, comenzando inmediatamente un nuevo ciclo ovárico. Así, como en los machos, la actividad reproductiva tiende a ser continua, sin un período de quiescencia prolongado.

La característica más sobresaliente del patrón reproductivo parcial de otoño es la duración de la actividad reproductiva, machos y hembras son reproductivamente activos en dos o más estaciones del año, en contraste con lo que sucede en muchas especies de lagartos de zonas tem-

Tabla 4. Comparación de algunas características de especies de *Liolaemus* con patrón reproductivo parcial de otoño.
ALTITUD: A = 0-1000 msnm, B = 1000-2000 msnm, C = 2000-3000 msnm, D = 3000 en adelante.
GRUPO FILOGENETICO: L = Grupo de *Liolaemus* (*sensu stricto*), E = Grupo *Eulaemus*.
FUENTE DE REFERENCIA: 1 = Ramírez Pinilla, 1989, 2 = Ramírez-Pinilla, 1991c; 3 = Leyton *et al*, 1980.

Especie	**Modalidad Reproduct.**	**LRC mm**	**Tamaño Postura**	**Lat. Sur**	**Alt.**	**Grupo Filoge.**	**Fuente**
alticolor	Ovípara*	46-59	3-6	23	C	L	1
bitaenjatus	Ovípara	46-60	6-8	25	B	L	2
bibroni	Ovípara	45-58	2-7	41	C	L	Presente
autromendocinus	Ovípara	71-90	2-6	37	B	L	2
boulengeri	Ovípara	52-65	2-6	42	B	E	2
fitzingeri	Ovípara	68-92	3-6	47	B	E	2
gravenhorsti	Vivípara	50-69	3-10	34	C	L	3
nigroviridis	Vivípara	53-62	3-8	33	C	L	2
ruibali	Vivípara	46-62	2-5	31	C	E	Presente
elongatus	Vivípara	53-82	3-9	35	D	L	Presente
pictus pictus	Vivípara	52-66	2-6	41	A	L	2
pictus argentinus	Vivípara	53-65	2-5	40	A	L	2

* *Liolaemus alticolor alticolor* parece corresponder, al menos, a un par de especies crípticas con modalides y patrones de actividad reproductiva diferentes. La forma ovípara tiene el patrón reproductivo parcial de otoño (Ramírez-Pinilla, 1989).

pladas en donde los períodos de actividad reproductiva son cortos seguidos por períodos más amplios de quiescencia gonadal (Guillette & Casas-Andreu, 1980). Períodos prolongados de actividad reproductiva se asocian normalmente con patrones reproductivos de especies de zonas tropicales o subtropicales en donde suele haber más de una postura por temporada reproductiva (Fitch, 1982). Sin embargo, en las especies de *Liolaemus* con patrón reproductivo parcial de otoño no parece existir más de una postura por temporada reproductiva, indicando que es el proceso vitelogénico en sí mismo el que se prolonga, en contraposición con la gran rapidez de la vitelogénesis en especies con patrón reproductivo de primavera-verano o de otoño. La vitelogénesis iniciada en el otoño, par la mayoría de las hembras, culmina con la ovulación de primavera, esto implica que durante el invierno las hembras mantendrían su actividad vitelogénica y los lípidos almacenados en cuerpos grasos abdominales podrían ser el recurso para la vitelogénesis invernal, o que el proceso se detiene durante el invierno y es reanudado y finalizado en la primavera.

La asincronicidad de las diferentes fases ováricas entre las hembras de cada población es común, nuevamente, en especies tropicales y subtropicales con largos períodos reproductivos o de reproducción continua. Entre tanto las hembras de poblaciones de especies de zonas templadas con reproducción de primavera-verano o de otoño, que tienen períodos más cortos de actividad reproductiva, suelen estar más o menos sincronizadas en las diferentes fases del ciclo reproductivo. La heterogeneidad en tiempo de iniciación de cada una de las fases del ciclo ovárico entre las hembras de cada población de las especies tratadas aquí sería una consecuencia de la gran duración de la actividad reproductiva y no es producto de variación por año de colección.

En los machos, la actividad reproductiva se extiende por varios meses incluyendo el invierno, estación en la cual la imagen del epitelio espermático muestra el máximo estado de producción de espermatozoides. Como en el caso de la vitelogénesis, es posible que las bajas temperaturas invernales detengan el proceso espermatogénico y éste sea reactivado en la primavera como ha sido sugerido para otras especies (Saint Girons, 1984; Ramírez- Pinilla, 1991b), o que la espermatogénesis continúe y se mantenga durante el invierno. Aunque se ha considerado la temperatura como el principal factor relacionado con la actividad testicular (Marion, 1982), el efecto de la variación térmica sobre la espermatogénesis en especies con este patrón de actividad reproductiva no es claro. Así, la recrudescencia testicular se asocia con las altas temperaturas del verano al igual que el rápido desarrollo de la espermatocitogénesis y espermiogénesis, sin embargo los estados finales de producción de espermatozoides suceden cuando las temperaturas bajan durante el otoño, y la actividad testicular se mantiene durante el invierno y primeros meses de la primavera. Para especies con patrón reproductivo de primavera-verano, Licht (1984) sugiere que las temperaturas en ascenso de los meses de primavera inducen el desarrollo de las últimas fases del ciclo espermatogénico; en tanto que en especies con patrón reproductivo de otoño la producción de espermatozoides se dá usualmente en coincidencia con los picos máximos de temperatura anual. Varios factores ambientales (temperatura, fotoperíodo y precipitación) parecen inducir directa o indirectamente algunas de las fases de los ciclos espermatogénico y ovárico en lagartos, sin embargo en especies con patrón reproductivo parcial de otoño esta relación es menos evidente.

Marion (1982) sugiere que los ciclos reproductivos en saurios están genéticamente controlados y que las variables ambientales pueden servir para sincronizar los ciclos de actividad reproductiva en una población e iniciar algunas de las fases del ciclo gonadal. De esta manera en especies simpátricas relacionadas filogenéticamente, como las del presente estudio, las variaciones en actividad reproductiva pueden considerarse un carácter propio de la especie con respuestas diferentes ante las mismas condiciones externas y las similitudes pueden ser (no necesariamente) un carácter compartido del mismo origen evolutivo.

El patrón reproductivo parcial de otoño, no observado corrientemente en otras especies de saurios, parece ser común en especies del género *Liolaemus*. Dentro de este patrón pueden ser observadas especies ovíparas como vivíparas, y especies en las que se han descrito las dos modalidades reproductivas y que pueden corresponder a confusiones en la observación por disección de las hembras grávidas por la existencia de especies ovíparas retenedoras de huevos en el oviducto, especies vivíparas con un desarrollo inicial de membrana de la cáscara o especies crípticas con diferente modalidad reproductiva. Especies de los grupos filogenéticos propuestos (*Liolaemus sensu stricto* –o grupo chileno– y *Eulaemus* –del grupo argentino– según Laurent, 1984) poseen este tipo de patrón reproductivo, existiendo entonces por lo menos dos orígenes independientes del patrón reproductivo parcial de otoño en el género. Para especies con patrón reproductivo de otoño, Guillette & Bearce (1986) encontraron que la adopción del patrón reproductivo es paralela en diferentes grupos filogenéticos, siendo este un carácter relacionado más cercanamente con las condiciones del ambiente actual y el ambiente histórico en la evolución de cada especie. Todas las especies de *Liolaemus* encontradas con patrón reproductivo parcial de otoño ocupan hábitats de altitudes y/o latitudes medias indicando que el patrón de actividad reproductiva correspondería a un carácter adaptativo, siendo la temperatura el principal factor regulador; sin embargo, y en concordancia con Guillette & Bearce (1986), el patrón de actividad reproductivo no es exclusivo de especies de hábitats determinados, pero es más común en organismos de ambientes similares.

Agradecimientos

El Dr. V. Roig y E. Pereyra del Instituto de Biología Animal de la Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo, en la Ciudad de Mendoza, facilitaron mi ingreso a las colecciones herpetológicas y me brindaron hospitalidad en mi permanencia en esta ciudad. G. Macola, L. Castro, M. Castro y M. Mattiussi me ofrecieron desinteresadamente sus datos y colecciones para la elaboración de este trabajo. L. Fenaux, M. Halloy y M. Fabrezi me apoyaron permanentemente y el Dr. R. Laurent quien además de su apoyo me orientó e hizo críticas constructivas al presente manuscrito.

Literatura citada

Ballinger, R.W. & J.W. Nietfeldt. 1989. Ontogenetic stages of reproductive maturity in the viviparous lizard, *Sceloporus jarrovi* (Iguanidae). *J. Herpetol.* 23(3): 282-292.

Cei, J.M. 1986. Reptiles del Centro, Centro-Oeste y Sur de la Argentina. *Mus. Reg. Sc. Nat. Torino. Monogr.* 4. 527 pp.

Cuellar, H.S. & O. Cuellar. 1977. Refractoriness in female lizard reproduction: A probable circannual clock. *Science* 197: 495-497.

Fitch, H.S. 1970. Reproductive cycles in lizards and snakes. *Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* 52: 1-247.

——.1982. Reproductive cycles in tropical reptiles. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 96: 1-53.

Goldberg, S.R. 1975. Reproduction in the Arizona alligator lizard, *Gerrhonotus kingi. S.W. Natur.* 20: 412-413.

Guillette, L.J. & G. Casas-Andreu. 1980. Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard, *Sceleporus microlepidotus. J. Herpetol.* 14: 143-147.

—— **& W.P. Sullivan.** 1985. Reproductive and fat body cycles of the lizard, *Sceloporus formosus. J. Herpetol.* 19: 474-480.

—— **& D.A. Bearce.** 1986. Reproductive and fat body cycles in the lizard *Sceloporus grammicus disparalis. Trans. Kansas. Acad. Sci.* 98: 31-39.

—— **& G. Casas Andreu.** 1987. The reproductive biology of the high elevation Mexican lizard, *Barisia imbricata. Herpetologica* 43: 29-38.

Koul, O. & P.L. Duda. 1977. Ovarian cycle in high altitude lizards from Kashmir. *Copeia* 1977: 751-754.

Laurent, R. 1984. On some iguanid genera related to or previosly confused with *Liolaemus* Wiegmann. *J. Herpetol.* 18: 357-373.

Leyton, V., E. Miranda & E. Bustos-Obregon. 1980. Gestational chronology in the viviparous lizard *Liolaemus gravenhorsti* (Bray) with remarks on ovarian and reproductive activity. *Arch. Biol. (Bruxelles)* 91: 347-361.

—— **A. Veloso & E. Bustos-Obregón.** 1982. Modalidad reproductiva y actividad cíclica gonadal en lagartos iguánidos de distintos pisos altitudinales del interior de Arica (Lat 18-10 S). Pp. 293-301. *In:* Veloso, A. and E. Bustos-Obregón (eds). *El hombre y los ecosistemas de montaña 1: La vegetación y los vertebrados ectotérmicos del transecto Arica-Lago Chungará.* Volumen de síntesis, Proyecto MAB-6 Unep/Unesco 1105-77-01. Montevideo, Uruguay. 327 pp.

Licht, P. 1984. Reptiles. Pp. 206-282. *In:* G.E. Lamming (Ed.), *Marshall's Physiology of Reproduction.* 4ta. ed. Vol. I, Churchill, Livingstone, Edinburgh.

Macola, G.S., L.P. Castro, M.P. Castro. & M.B. Mattiusi. 1984. Estudio comparativo del ciclo espermatogénico anual de las especies de una comunidad de saurios de altura, Uspallata-Las Heras-Mendoza (Sauria-Iguanidae). *Rev. Mus. Arg. Cs. Nat.* 13(3): 139-145.

Marion, K.R. 1982. Reproductive cues for gonadal development in temperate reptiles: Temperature and photoperiod effects on the testicular cycle of the lizard *Sceloporus undulatus. Herpetologica* 38: 26-39.

Ortiz, J.C. 1981. Revision taxonomique et biologic des *Liolaemus* du groupe *nigromaculatus* (Squamata: Iguanidae). Tesis Doctoral. Université París VII. France. 438 pp.

—— **& S. Zunino.** 1976. Ciclo reproductor de *Liolaemus nicromaculatus kuhlmani. An. Mus. Hist. Nat.* 9: 127-132.

Pearson, O. 1954. Habits of the lizard *Liolaemus multiformis* at high altitudes in Southern Perú. *Copeia* 1954: 111-116.

Ramírez-Pinilla, M.P. 1989. Ciclo reproductivo y de cuerpos grasos de una población ovípara de *Liolaemus alticolor. Bol. Asoc. Herp. Arg.* 5(3): 6-7.

—— 1991. Reproductive and fat body cycles of the lizard *Liolaemus wiegmanni. Amphibia Reptilia* 12(2): 195-202.

—— 1991b. Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard *Liolaemus huacahuasicus. J. Herpetol.* 25(2): 205-208.

—— 1991c. Estudio histológico de los tractos reproductivos y actividad cíclica anual reproductiva de machos y hembras de dos especies del género *Liolaemus* (Reptilia: Sauria: Iguanidae). Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina, 208 pp.

Saint Girons, H. 1984. Les cycles sexuels des lézards males et leurs rapports avec le climat et les cycles reproducteurs des femelles. *Ann. Scien. Nat. Zool. Paris* 13(6): 221-243.

Woodbury, M. & A.M. Woodbury. 1945. Life history studies of the swagebush lizard, *Sceloporus graciosus graciosus* with special reference to cycles in reproduction. *Herpetologica* 2: 175-196.